

XII. d

Cyclostomi

von W. SCHNAKENBECK, Hamburg

Mit 13 Abbildungen

Charakteristik Die Stellung der *Cyclostomi*, der Rundmäuler, im gesamten System sowohl wie der einzelnen Gruppen zueinander war und ist sehr umstritten. Für ihr verwandtschaftliches Verhältnis zu anderen Wirbeltieren bestehen zur Hauptsache zwei Ansichten. Nach der einen stellen sie eine primitive Stufe der Vertebraten dar, nach der anderen sind sie stark degenerierte Formen. Strittig ist auch die Stellung der beiden wohlcharakterisierten Gruppen der Rundmäuler zueinander, die manche Autoren als verwandtschaftlich unabhängig voneinander ansehen.

Die gemeinsamen Charaktere der *Cyclostomi* sind: Langgestreckter, zylindrischer Körper mit vertikalem Flossensaum; keine paarigen Extremitäten, kein Schulter- und Beckengürtel; persistierende Chorda und knorpeliges Skelett; runder Saugmund; keine eigentlichen Kiefer; keine echten Kiemenbögen; unpaare Nasenöffnung.

Systematik Die von JOHS. MÜLLER vorgenommene Gliederung teilt die Rundmäuler in zwei Ordnungen ein, nämlich die *Hyperoartii*, bei denen der Nasengaumengang blind endigt, und die *Hyperotreti*, bei denen der Nasengaumengang mit der Mundhöhle in offener Verbindung steht. Zur ersten Gruppe zählen die *Petromyzontidae*, zur zweiten die *Myxiniidae*.

Bestimmungsschlüssel.

A. Augen bei den metamorphosierten Tieren vorhanden; Barteln fehlen.

1. Zwei große, dicht zusammenstehende Zähne auf gemeinsamer Platte am oberen Mundrand, in Bögen angeordnete Lippenzähne

Petromyzon L.

Einzige vertretene Art *P. marinus* L.

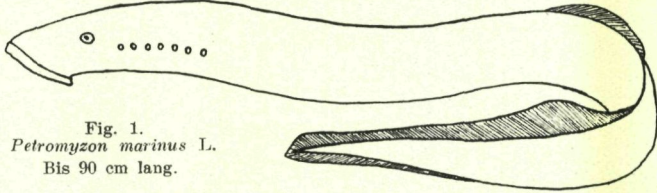
2. Am oberen Mundrand halbmondförmige Hornplatte, an deren Enden je ein Zahn, Lippenzähne in je drei Platten jederseits vom Munde angeordnet

Lampetra Gray.

Einzige vertretene Art *L. fluviatilis* L.

B. Augen verkümmert; 2 Paar Barteln um den Mund, 2 Barteln jederseits vor der Nasenöffnung *Myxine* L.
Einzige vertretene Art *M. glutinosa* L.

Petromyzon marinus L. (deutsch: Meerneunauge, Lamprete; holl.: Zeeprik; engl.: Sea-Lamprey; schwed.: Hafsejonöga; dän.: Havlampret, Havnegejöje; norw.: Hav-Lampret; Fig. 1).



— Zwei *D*, durch Zwischenraum getrennt, die hintere steht mit der *C* in Verbindung; jederseits 7 runde Kiemenöffnungen; am oberen Rand des Mundes zwei dicht zusammenstehende, spitze Hornzähne auf gemeinsamer Platte, am unteren Mundrand eine Hornleiste mit 7 bis 9 Zähnen; jederseits neben dem Munde 4 zweispitzige Zahnplatten; auf der Mundscheibe Lippenzähne in schrägen Bögen angeordnet (Fig. 2).

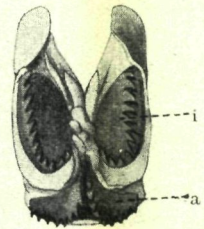
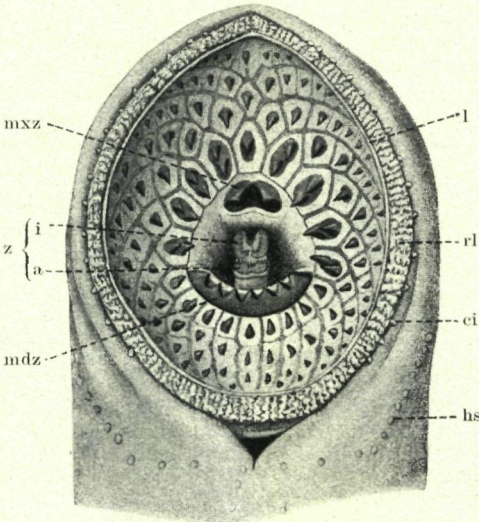


Fig. 2.
Mundscheibe von *Petromyzon marinus*.
ci Cirren; hs Hautsinnesorgane; l Hautsaum;
mdz Mandibularzähne;
mxz Maxillarzähne;
z Zunge mit inneren (i) und äußeren (a) Zahnplatten. Nat. Größe.
Daneben die Zunge, vergrößert. — Nach BRONN.

Farbe: sehr veränderlich nach Alter und Gegend des Vorkommens, Haut aber mehr oder weniger marmoriert. Verbreitung: In Europa vom Weißen Meer und Island im N bis Marokko im S, im westlichen Mittelmeer und in der Adria, in der Ostsee außer dem Bottnischen Meerbusen; an den Atlantischen Küsten Nordamerikas von Neu-Schottland bis Kap Hatteras.

Lampetra fluviatilis L. (deutsch: Flußneunauge, Pricke; holl.: Prik, Lamprei, Rivierprik; engl.: Lampern; schwed.: Flodnejonöga; dän.: Flodlampret, Flodnegenöje; norw.: Flod-Lampret; Fig. 3). — Zwei D, vor der Geschlechtsreife deutlich getrennt, bei



Fig. 3. *Lampetra fluviatilis* L. — Bis 50 cm lang.

deren Eintritt sich berührend; jederseits 7 runde Kiemenöffnungen; am oberen Rand des Mundes halbmondförmige Hornplatte mit je einem Zahn an jedem Ende, am unteren Mundrand Hornleiste mit 6 bis 11 Zähnen; jederseits vom Mund 3 Zahnplatten; um die Mundscheibe ein Kranz von kleinen Randzähnen, am oberen Teil der Mundscheibe einzelne Lippenzähne (Fig. 4). Farbe: grünlichschwarz, am Bauch hell, silberglänzend. Verbreitung: Ganz Europa bis Mittelitalien und Portugal, Sibirien und Süd-Grönland.

Myxine glutinosa L. (deutsch: Inger; engl.: Hag; schwed.: Piral, Pilal; norw. und dän.: Slimaal; Fig. 5/6). — Augen verkümmert; am Mund 2 Paar Barteln, an der Nasenöffnung jederseits ein weiteres Paar; Flossensäume nur am Hinterende. Die Gänge der Kiemensäcke vereinigen sich und haben eine ventral gelegene Mündung; After

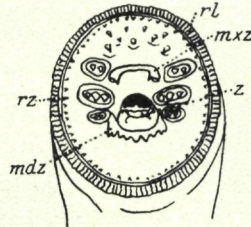


Fig. 4. Mundscheibe von *Lampetra fluviatilis*. rz Randzähne. Die übrigen Zeichen wie in Fig. 2.



Fig. 5. *Myxine glutinosa* L. — Bis 40 cm lang.

liegt weit hinten. Farbe: blaß rötlichgrau. Verbreitung: Von Grönland und der Murmanküste im N bis Portugal im S, Adria; im O bis ins Kattogat; auch an der nordamerikanischen Seite des Atlantik.

Eidonomie und Anatomie Unter den Zyklostomen zeigt *Myxine* erhebliche Degenerationserscheinungen, unter denen vor allen Dingen die Verkümmerng der Augen und weiter die geringe Pigmentierung zu nennen sind. Beides dürfte als eine Folge der halbparasitischen Lebensweise anzusehen sein.

Die Flossen der *Cyclostomi* werden durch feine, knorpelige Strahlen gestützt. Bei der kurzen, nur das Schwanzende umfassenden Flosse von *Myxine* stehen die hinteren Strahlen an ihrer Basis durch

eine vertikale mediane Knorpellamelle miteinander in Verbindung. Nur einige vordere Strahlen stehen frei (Fig. 7). Im übrigen Skelett persistiert bei den Zyklostomen die ungliederte Chorda, die aus großen, durchsichtigen, polygonalen Zellen besteht.

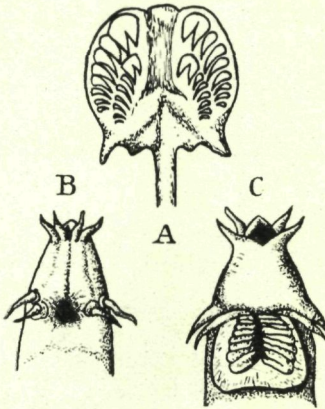


Fig. 6. *Myxine glutinosa*.
Zunge (A) und Kopf (B, C) von unten;
B Mund geschlossen, C Zunge
vorgestülpt.

der Mundscheibe aufsitzen. Bei *Myxine* werden die Barteln durch Knorpelstäbchen gestützt. Die Kiemenbögen sind bei *Petromyzon* weit- aus stärker entwickelt als bei *Myxine*. (Weiteres über das Kopfskelett ersieht man aus Fig. 8.)

Das Kopfskelett zeigt einerseits sehr primitive Merkmale, andererseits eine spezialisierte Ausbildung, dies besonders in Anpassung an die Saugfunktion der Mundwerkzeuge. Der Schädel ist z. T. knorpelig, z. T. sogar nur häutig. Vor allem fehlt eine geschlossene Schädeldecke; die Gehörkapseln liegen vollständig frei. Die paarigen Parachordalia und Trabeculae bilden bei *Petromyzon* ein trogartiges, knorpeliges Primordialcranium. Die Nasenkapsel ist bei den *Hyperoartii* kurz und rundlich, bei den *Hyperotreti* röhrenförmig und gitterartig durchbrochen, nach vorn durch Knorpelringe in einen Nasengang verlängert. Mächtig entwickelt ist bei *Petromyzon* ein Ringknorpel, dem die Zähne

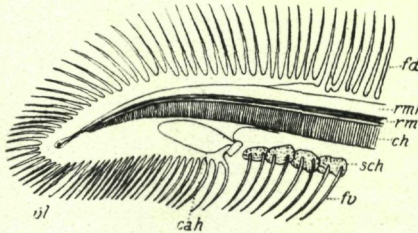


Fig. 7. Schwanzskelett von
Myxine glutinosa.
cah Kaudalherz; ch Chorda;
fd freie dorsale, fv freie ventrale
Flossenstrahlen; rm Rückenmark;
rmk Rückenmarkskanal;
sch Schleimzellen; vl vertikale
Lamelle. — Nach REIZIUS.
²/₁ nat. Gr.

Vorkommen

Der Inger ist ein Bewohner des Salzwassers, der sein ganzes Leben im Meere zubringt. Er kommt östlich bis ins Kattegat vor, geht aber in der Nordsee nicht in die flachen Gebiete. Er bevorzugt schlammigen Grund, in den er sich einwühlt (s. S. XII. d 13).

Anders ist es mit *Petromyzon* und *Lampetra*. Diese beiden vorbringen nur als metamorphosierte Tiere ihr Leben im Meere und verlassen dieses mit eintretender Geschlechtsreife, um ins Süßwasser zu gehen. *Petromyzon marinus* soll nach Angabe einzelner Autoren nicht

so weit flußaufwärts steigen wie *Lampetra fluviatilis*. Manche Exemplare sind allerdings auch sehr weit im Binnenlande gefunden, und es besteht die Möglichkeit, daß sich die Tiere in den einzelnen Gegenden verschieden verhalten. Beide Arten kommen sowohl in der Nordsee wie in der Ostsee vor, doch ist *Petromyzon marinus* in der Ostsee, besonders in deren östlichem Teil, sehr viel seltener. Überhaupt ist diese Form an den deutschen Küsten weitaus nicht so häufig wie *Lampetra*

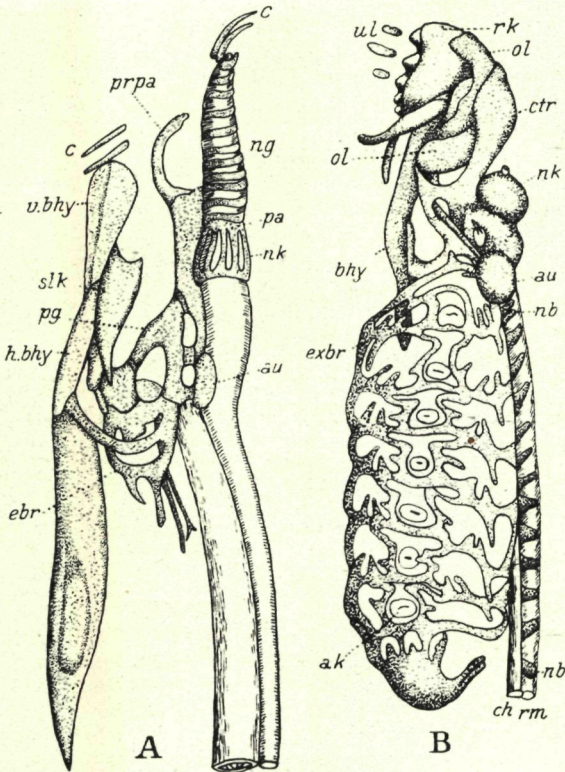


Fig. 8. Kopskelett von *Myxine glutinosa* (A) und *Petromyzon marinus* (B). — ak Außere Kiemenöffnung; bhy Basihyale; c Cirrenknorpel; ch Chorda; ctr Cornua trabecula; du „Gehörkapsel“; ebr Epibranchiale; exbr Extrabanchiale; h.bhy Hinteres Basihyale; nb Neuralbögen; ng Nasengang; nk Nasenkapsel; ol Oberer Lippenknorpel; pa Palatinum; pg Pterygoideum; prpa Cornua praepalatina; rm Rückenmark; slk Supralingualknorpel; ul Untere Lippenknorpel; v.bhy Vorderes Basihyale.

A $\frac{2}{1}$ nat. Gr. B $\frac{2}{1}$ nat. Gr. Nach PARKER.

fluviatilis, die in unseren Meeren, in der Ostsee bis in den Finnischen und Bottnischen Meerbusen, zahlreich zu finden ist. Im allgemeinen entfernt sie sich aber wohl nicht allzuweit von den Küsten. Meist wird sie in Landnähe gefunden, in der Nordsee z. B. sehr häufig im Watten-

meer. Einzelne Exemplare sind allerdings auch weiter draußen in See gefangen, so eins bei Helgoland und zwei weitere 8 Sm. NW von Helgoland in 36 bis 40 m Tiefe.

Bewegung Die Schwimmbewegung der *Cyclostomi* ist schlängelnd wie beim Aal. Man findet vielfach, z. B. auch bei BREHM, die Ansicht vertreten, daß sie ungeschickte Schwimmer seien, und daß sich die Petromyzonten deshalb bei ihren Wanderungen anderer Fische, an denen sie sich ansaugen, gewissermaßen als Schlepper bedienen. Das trifft aber durchaus nicht zu: sie sind in Wirklichkeit gute Schwimmer und können sogar kleinere Hindernisse überwinden. Ein gelegentliches Ansaugen an Fischen kommt natürlich vor, ist aber nicht als Regel für ihren Transport flußaufwärts anzusehen. Es müßten dann Neunaugen, die bei ihren Wanderungen eifrig gefischt werden, nur mit anderen Fischen zusammen gefangen werden. Und außerdem wäre ihnen eine Aufwärtswanderung jetzt in manchen Flüssen sehr erschwert, weil andere anadrome Fische, z. B. der Lachs, in vielen Flüssen sehr stark abgenommen haben.

Wie erwähnt, unternehmen die Neunaugen große Wanderungen. Die eine erfolgt in ihrer Jugend gleich nach der Verwandlung und ist flußabwärts ins Meer gerichtet, die andere nach ihrer „Freßperiode“, nach oder bei Eintritt der Geschlechtsreife und ist vom Meer flußaufwärts gerichtet. Ein zweites Zurückwandern ins Meer erfolgt nicht, sondern die Tiere sterben bald nach dem Laichgeschäft ab. Die Aufwanderung in die Flüsse geht im Herbst vor sich, die Abwanderung ins Meer im Frühjahr.

Stoffwechsel Außer den Larvenstadien von *Petromyzon* und *Lamprolaima* sind die bei uns vertretenen Zyklostomen als Räuber anzusehen. *Myxine* führt dabei eine halbparasitäre Lebensweise. Mit Hilfe ihrer scharfen Raspelzähne bohrt sie sich in Fische ein und frißt sie von innen aus. Das Einbohren geht erstaunlich schnell vor sich. Schon nach wenigen Bewegungen mit der zahnbewehrten „Zunge“ ist die Bauchwand durchbrochen. Es wird teilweise behauptet, daß *Myxine* durch Anfressen großer Mengen gesunder Fische starken Schaden anrichtet. Es ist aber höchst zweifelhaft, ob dies in dem angegebenen Maße zutrifft. Von anderer Seite wird *Myxine* zur Hauptsache nur als Aasfresser angesehen.

In den Mägen der Petromyzonten wurde meist eine rötliche, breiige Masse gefunden, zuweilen auch Epithelfetzen und Muskelfasern; außerdem wird aber auch berichtet, daß Mägen mit Fischrogen angefüllt waren. Die Tiere heften sich an anderen Fischen an und saugen sie aus. Sie haben aber nur während ihres Lebens im Meere eine Freßperiode. Sowie sie ihre Wanderung flußaufwärts antreten, nehmen sie keine Nahrung mehr zu sich; der Darm wird atrophisch. Er ist sehr einfach gebaut und stellt nur ein Rohr dar, das sich ganz unwesentlich zu einem Magen erweitert. Der Vorderdarm verliert an seinem kaudalen Ende, hinter der trichterförmigen Erweiterung des Einganges, beim laichreifen Flußneunauge dadurch sein Lumen, daß dieses durch

Epithelwucherungen völlig ausgefüllt wird. Beim Bachneunauge bildet übrigens der Vorderdarm an der gleichen Stelle einen lumenlosen Strang; jedoch ist dieser Zustand anders entstanden. Beim Flußneunauge handelt es sich um eine sekundäre Obliteration des Lumens, das ursprünglich im funktionierenden Darm vorhanden war; beim Bachneunauge dagegen ist die Entwicklung des Hohl Schlauches aus dem ursprünglich solide angelegten Vorderdarm an der genannten Stelle nicht zur Durchführung gekommen (WEISSENBURG). Bei *Myxine* gehen vom Ösophagus jederseits 6 Kiemengänge ab. Bei den Neunaugen teilt sich der Pharynx in zwei Kanäle, von denen der ventrale der „Wassergang“ ist. Dieser hat jederseits 7 Öffnungen, die in die Kiemensäcke führen. Zur Verhütung eines Eindringens von Nahrungsteilen in den Wassergang ist dieser vorn durch einen Reusenapparat abgeschlossen.

Die Neunaugen besitzen unter den Augen liegende Speicheldrüsen, die ein Eiweiß verdauendes Sekret absondern. Auch das Hautepithel soll bei *L. fluviatilis* ebenso wie beim *Ammocoetes*, der Querder-Larve (s. S. XII. d 12), ein Eiweiß verdauendes Ferment liefern. Dieses wird als Schutzmittel gegen Bakterien und Pilze angesehen. Die Leber, die bei den Larven durch den Gallengang noch eine freie Verbindung mit dem Darm hat, verliert diese bei den ausgewachsenen Neunaugen. Bei der Atembewegung der *Hyperoartii* erfolgt die Inspiration wie die Exspiration durch die Kiemenlöcher, besonders wenn die Tiere angesaugt sind. Bei *Myxine* erfolgt in der Regel wahrscheinlich das Einströmen des Atemwassers durch den Nasen-Rachengang.

Sinnesleben Der Gesichtssinn ist bei den erwachsenen Neunaugen wohlausgebildet. Die Augen sind allerdings verhältnismäßig klein und besitzen keine Akkommodationsmuskeln und keine Irismuskeln. Bei den in Gefangenschaft gehaltenen Flußneunaugen hat man eine Lichtscheuheit beobachtet. Damit stimmen auch die bei der Fischerei gemachten Erfahrungen überein, daß die Neunaugen besonders in dunklen Nächten wandern.

Bei jungen Querdern ist das Auge noch wenig funktionsfähig. Es ist von der Haut verdeckt und höchstwahrscheinlich nicht bilderzeugend, sondern nur allein lichtperzipierend und als „Richtungsauge“ anzusehen. Auch die Querder sind negativ phototropisch. Nach PARKER sind es aber weniger die Augen, die als lichtperzipierend anzusehen sind; sondern er hält die gesamte Haut, und zwar am Schwanz stärker als am übrigen Körper, durch Licht reizbar.

Die Augen der *Hyperotreti* sind ebenfalls von der Haut überdeckt, jedoch hat man keinerlei Reaktion auf Lichtreize bei ihnen feststellen können.

Der Bau und die verhältnismäßig hohe Ausbildung des Parietalorgans bei den Neunaugen läßt darauf schließen, daß es noch als lichtperzipierendes Organ anzusehen ist. Auf der Kopfhaut befindet sich über dem Parietalorgan eine pigmentfreie Stelle, der sogenannte Scheitelfleck.

Ein Hörvermögen dürfte den *Cyclostomi* nicht zukommen. Die Annahme PARKERS, der auf eine Schallempfindung bei Ammoozöten schließt auf Grund der Beobachtung, daß die Tiere auf Schläge an die hölzerne Wand des Behälters reagierten, dürfte auf einer falschen Schlußfolgerung beruhen. Ein derartiger Schlag an die Wand des Behälters wirkt natürlich auch als Erschütterung und somit als rein mechanischer Reiz. Das „Gehörorgan“ ist bei den Cyclostomen sehr primitiv, weist aber bei den beiden Gruppen erhebliche Verschiedenheiten auf. Es steht bei den *Hyperotreti* auf einer viel niedrigeren Stufe als bei den *Hyperoartii*. Jene haben, abgesehen von *Amphioxus*, das primitivste „Gehörorgan“ von allen Wirbeltieren. Es ist bei beiden Gruppen von einer Knorpelkapsel umschlossen. Das häutige Labyrinth besteht bei den Petromyzonten aus dem Vestibulum mit dem sackförmigen Anhang,

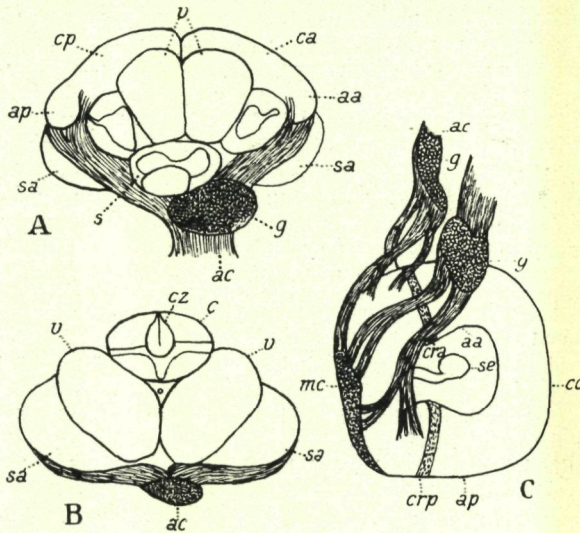


Fig. 9. Häutiges Labyrinth von *Lampetra fluviatilis* (A von unten, B von der medialen Seite) und *Myxine glutinosa* (C).
 aa Ampulla anterior; ac Nervus acusticus; ap Ampulla posterior;
 c Commissur; ca Vorderer Bogengang; cc Canalis communis;
 cp Hinterer Bogengang; cz Zapfen der Commissur; g Ganglion;
 sa Seitenabteilungen der Ampullen; s sackförmiger Anhang;
 mc Macula acustica communis; se Saccus endolymphaticus;
 v Vestibulum. — Nach RETZIUS.
 $\frac{12}{1}$ nat. Gr.

zwei Bogengängen mit je einer Ampulle und einer Commissur, zwei blinden Fortsätzen und dem Nervus acusticus mit einem Ganglion (Abb. 9 A, B). Bei den Myxiniden ist das häutige Labyrinth eine ringförmige membranöse Röhre und besteht aus einem Saccus communis mit einer Macula acustica, zwei Ampullen mit je einer Crista acustica, einem Canalis communis und einem Ductus endolymphaticus mit dem Saccus endolymphaticus (Abb. 9 C).

Über den Geruchssinn läßt sich wenig sagen. Es liegt aber nahe, dem beim Atmen erfolgenden Eindringen des Wassers in den Nasensack bzw. den Nasengaumengang eine gewisse Bedeutung für das Riechvermögen beizulegen. Für den Geschmackssinn kommen Sinnesknospen in der äußeren Haut in Betracht, besonders an der Kopf- und Kiemengegend.

Das Seitenlinien-System ist gut entwickelt. Als besondere Bildungen sind noch die solitären Sinneszellen in der Haut zu erwähnen, über deren spezifische Funktion allerdings nichts bekannt ist. Auch freie Nervenendigungen sind in der Haut in reichem Maße vorhanden, besonders am Mundrand und am Hinterrand der Rückenflossen.

Fortpflanzung Die Fortpflanzungsverhältnisse weisen zwischen den Petromyzonten und Myxiniden wesentliche Verschiedenheiten auf.

Petromyzontidae. Die Neunaugen verlassen bei eintretender Geschlechtsreife das Salzwasser und treten ihre anadrome Wanderung ins Süßwasser an. Der Beginn dieser Wanderung scheint je nach den Gegenden etwas verschieden zu sein; sie erfolgt jedoch beim Flußneunauge durchweg während des Herbstes und Winters, bei der Lamprete etwas später, im Winter bis Anfang Frühjahr. Von *Petromyzon marinus* wird, wie schon erwähnt, vielfach angegeben, daß er nicht so weit flußaufwärts gehe wie das Flußneunauge. Aber auch hierin verhält er sich wahrscheinlich in den einzelnen Gegenden unterschiedlich; jedenfalls trifft die oben angeführte Angabe für manche Gebiete sicherlich nicht zu.

Mit Eintritt der Geschlechtsreife zeigen sich gewisse Brunstzeichen und sekundäre Geschlechtsmerkmale. Die früher als unterscheidender Artcharakter angegebene Stellung der beiden *D* zueinander bei *L. fluviatilis* und der Süßwasserart *L. planeri* ist nicht als solcher anzusehen, sondern auch bei *L. fluviatilis* wachsen die beiden *D* während zunehmender Reife

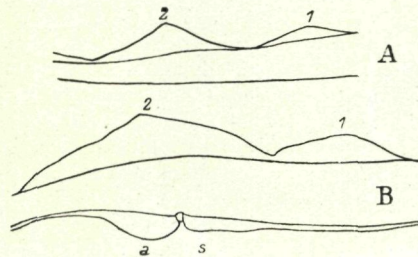


Fig. 10. Hintere Körperhälfte eines Flußneunauges, A der Vorlaichperiode (Dezember). B nach Eintritt der Laichreife (April). — 1 erste, 2 zweite Rückenflosse, a Afterflosse, s sulzige Verdickung vor dem After. — Nach WEISSENBURG.

zusammen (Fig. 10). Auch die Angabe, daß sich das Flußneunauge durch spitze Zähne (gegenüber stumpfen Zähnen beim Bachneunauge) auszeichne, trifft nicht unbedingt zu. Jenes hat wohl während der imaginalen Wachstumsperiode spitze Zähne; aber diese werden durch stumpfe ersetzt, wenn das Flußneunauge seine Laichwanderung angetreten hat. Diese Umwandlung erfolgt nicht durch Abnutzung der spitzen Zähne; sondern diese fallen kappenartig ab und lassen so eine zweite Zahngeneration zum Vorschein kommen. Diese Zähne sind vollkommen stumpf bis auf kleine rudimentäre Hornspitzen.

die möglicherweise noch abgeschliffen werden können. Es kommen auch beim Bachneunauge zwei Zahngenerationen zur Ausbildung, von denen jedoch schon die erste erheblich stumpfere Zähne hat als bei *L. fluviatilis*. Die Zahnform ist also kein Artunterschied. In der Stumpfheit der Zähne während der Laichperiode sieht WEISSENBERG einen Schutz gegen eine Verletzung der ♀ durch das Ansaugen der ♂ während der Besamung.

Bei dem geschlechtsreifen Pricken-♂ entwickelt sich auf dem Rücken vom Nacken bis zu *D I* eine dicke Hautfalte, und die Urogenitalpapille wächst zum „Penis“ aus; beim ♀ bildet sich eine gleiche Falte vom After nach der *C* zu, vor dem After entsteht eine sulzige Verdickung der Bauchhaut, und das Vorderende von *D II* bekommt eine gallertige Auftreibung (Abb. 10). Im allgemeinen wird angegeben, daß die ♂ die ♀ an Zahl übertreffen.

Das im Frühjahr oder Frühsommer erfolgende Laichen findet im fließenden Süßwasser statt. Bevorzugt wird kiesiger oder steiniger Boden. An den Laichstellen richten die Neunaugen muldenförmige „Nester“ her. Ob es sich hierbei um eine „planmäßige“ Anlage handelt, ist nicht klar. Es besteht auch die Möglichkeit, daß durch die schlängelnden Bewegungen der in größerer Zahl angesammelten Tiere der Boden ausgehöhlt wird. Diejenigen Autoren, die in der Anlage des „Nestes“ und in dem Zusammentragen von Steinen eine Absicht sehen, halten diese Herrichtung für Schutzmaßnahmen, die ein Vertreiben der abgelegten Eier durch die Strömung verhindern sollen.

Über die Art des Laichaktes, besonders über die Frage, ob eine innere Befruchtung oder eine freie Besamung der Eier erfolgt, bestand lange Zeit Unklarheit. Die für eine innere Befruchtung eintretende Ansicht stützt sich aber auf so unkritische Angaben von Laien, daß ihr wenig Gewicht beizulegen ist, und demgegenüber sind andere, einwandfreie Beobachtungen gemacht worden, die mit ziemlicher Sicherheit für eine freie Besamung sprechen.

Bei dem Laichakt erfolgt allerdings eine Art von Kopulation; denn das ♂ saugt sich am Nacken des ♀, zuweilen allerdings auch an einem daneben liegenden Stein fest und umschlingt mit seinem hinteren Körperende das ♀, und zwar so, daß die beiden Geschlechtsöffnungen nahe beieinander liegen. Während das ♀ Eier ins Wasser entleert, spritzt das ♂ einen Strahl Sperma darüber. Der Laichakt wiederholt sich in Abständen einige Male, da die Eier sukzessive reifen.

In mehr oder weniger kurzer Zeit nach der Fortpflanzung gehen die alten Tiere zugrunde: es erfolgt keine Rückwanderung ins Meer und keine weitere Laichperiode. Die Ursache für das Absterben ist, wie bei anderen Fischen, welche die gleiche Erscheinung zeigen, höchstwahrscheinlich in der starken Schwächung zu suchen, welche die Tiere bei ihrer Laichwanderung, auf der sie keine Nahrung zu sich nehmen, und beim Laichakt erleiden.

Die Eier der Neunaugen sind sehr klein und ähneln denjenigen der Teleostier. Infolge eines schleimigen Überzuges, der nur am animalen Pol fehlt, sind sie sehr klebrig. Dem animalen Pol sitzt eine sichelartige Masse auf, die sogenannte „Flocke“. Hier erfolgt das Ein-

dringen des Samenfadens. Bei *Lampetra fluviatilis* sind zwei verschiedene Spermien beobachtet worden, solche mit stabförmigem und solche mit kugeligem Kopf; bei diesen war auch immer ein Verbindungsstück sichtbar. Die Spermien besitzen eine lange Geißel und eine Kopfborste (Fig. 11).

Die primär paarig angelegten Gonaden verschmelzen sekundär zu einem unpaaren Organ.

Myximidae. Die Ansichten über die Geschlechtsverhältnisse bei *Myxine* sind sehr verschieden. Während man diese Gattung ursprünglich für getrenntgeschlechtlich hielt, kamen CUNNINGHAM und NANSEN zu dem Schluß, daß es sich beim Inger um eine protandrisch-hermaphrodite Form handele. Durch SCHREINER sind dann weitere Untersuchungen angestellt, die uns ein etwas klareres Bild von den Geschlechtsverhältnissen geben. An der Gonade, die sich bandförmig von der Leber bis etwa zur Kloake hinzieht, kann man schon im jugendlichen Zustand den vorderen Teil als Eierstock, den hinteren als Hoden erkennen. Auch bei *Myxine* ist die Gonade unpaar, aber nicht wie bei den Petromyzonten durch Verschmelzung einer paarigen Anlage, sondern durch sekundäre Rückbildung der einen und alleinige Ausbildung der anderen (meist der rechten) Gonadenanlage entstanden. Nach SCHREINER handelt es sich bei *Myxine* um einen „rudimentären“ Hermaphroditismus. Es sind drei Sorten von Individuen zu unterscheiden: ♂ mit wenig oder gar nicht entwickeltem Ovar, ♀ mit schwach entwickeltem, sterilem oder degeneriertem Hoden, und schließlich völlig sterile Tiere. Die Gonaden bieten ein individuell außerordentlich verschiedenes Bild dar. Es lassen sich alle Übergänge von Zwittern zu reinen ♂ und reinen ♀ finden, obwohl sich bei diesen der ovariale Teil der Gonade kaum jemals ganz bis zu deren hinterem Ende erstreckt. Allerdings bleibt dann dieser Teil steril. Trotz dieser in der Anlage jedenfalls vorhandenen Zwitterigkeit kann man bei *Myxine* im allgemeinen aber physiologisch, funktionell, doch zwischen ♂ und ♀ unterscheiden, es sei denn, daß infolge zu starker Degeneration der Keimdrüsen überhaupt Sterilität eingetreten ist. Die Unterscheidung des Geschlechts ist erst bei Tieren über 24 cm mit Sicherheit durchzuführen, unter 20 cm aber schwer, da entweder der Testisteil noch nicht genügend entwickelt oder im Ovarteil eine Degeneration kaum erkennbar ist (BRONN). Die Fortpflanzung bei *Myxine* scheint mehrere Male im Leben zu erfolgen. Der Eintritt der ersten Geschlechtsreife erfolgt bei individuell sehr verschiedener Größe. Einerseits sind reife ♂ von 25 cm und reife ♀ von 26 bis 27 cm Länge gefunden, andererseits unreife ♂ von 29 bis 30 cm und ♀ über 31 cm Länge. An eine bestimmte Jahreszeit scheint die Fortpflanzung nicht gebunden zu sein. Eier von *Myxine* wurden in 125 Faden Tiefe auf felsigem Grund gefunden. Sie sind mit den an den beiden Enden befindlichen Hauffäden



Fig. 11.
Spermien von
Lampetra
fluviatilis.
Nach BALLOWITZ.

an einer Unterlage, z. B. Bryozoen (*Cellepora*), befestigt (Fig. 12 C). Die Eier haben eine längliche, gurkenförmige Gestalt (Fig. 12 A), besitzen eine hornartige Schale, an deren einem Pol durch einen feinen Ringspalt ein Deckel abgetrennt ist. Beide Pole der Schale haben eine Reihe fadenförmiger Fortsätze (Fig. 12 D), die ankerartige Köpfe besitzen (Fig. 12 B). Damit haften sie an den Schleimfäden fest, mit denen die Eier an Gegenständen des Meeresbodens befestigt werden.

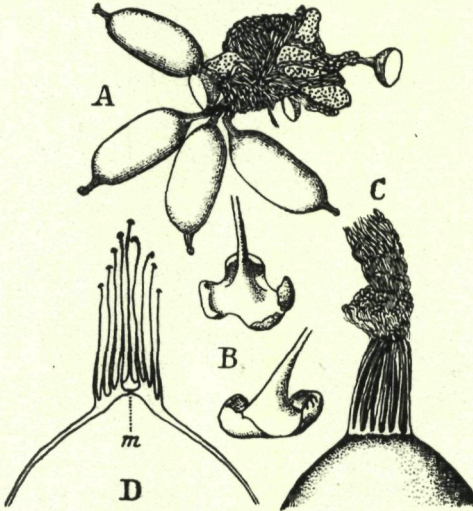
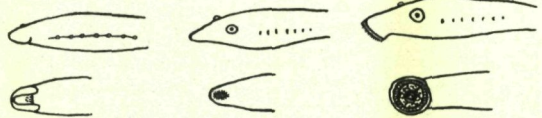


Fig. 12. *Myxine glutinosa*. — A Eier mit ihren Schleimfäden an einem Stück einer Bryozoenkolonie angeheftet. B Endanker der Polfäden; C oberer Pol eines Eies, dessen Fortsätze an den Schleimfäden befestigt sind; D Längsschnitt durch die Polkapsel des Eies mit der Mikropyle (m).
Nach A. S. JENSEN.

Entwicklung

Auch in der Entwicklung der *Cyclostomi* besteht eine wesentliche Verschiedenheit zwischen *Hyperoartii* und *Hyperotreti*; denn jene durchlaufen eine vollständige Metamorphose, die bei diesen fehlt. Die Eier der Neunaugen furchen inäqual, die von *Myxine* diskoidal. Die Inkubationszeit der Petromyzonteneier wechselt sehr und ist stark von der Temperatur abhängig.

Fig. 13.
Metamorphose der
Neunaugen.
Nach SIEBOLD.



Die aus den Eiern schlüpfenden Larven von *Lampetra fluviatilis* sind wurmartige, augenlose Tiere, die schon lange bekannt waren, früher aber für eine besondere Tierform gehalten und mit dem Namen *Ammocoetes branchialis* belegt wurden. Morphologisch kann man sie bisher noch nicht von den Larven des Bachneunauges unterscheiden. Sie leben, fast ständig im Boden eingewühlt und sich von allerhand Kleinorganismen nährend, im Süßwasser. Noch vor ihrer noch nicht vollständig vollzogenen Verwandlung (Fig. 13) treten sie bereits ihre Wan-

derung zum Meere an. Die Gesamtdauer des Larvenlebens ist nicht genau bekannt; es scheint aber, daß sie kürzer ist als beim Bachneunauge, bei dem das Larvenleben den Hauptbestandteil ausmacht. Auch die Zeit, die das Flußneunauge als räuberisch lebende erwachsene Form im Meere zubringt, ist nicht bekannt. Es scheint jedoch, als ob bis zum Eintritt der Geschlechtsreife mehrere Jahre verstreichen.

Über die Larven von *Petromyzon marinus* sind wir bisher wenig unterrichtet. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß die als *Ammocoetes bicolor* aus Amerika beschriebene Form hierher gehört.

Biologie

Nach WEISSENBERG stellen Fluß- und Bachneunauge zwei scharf getrennte Biotypen dar, die sich aus gemeinsamer Grundlage entwickelt haben, und bei denen die Artbildung noch nicht zum Abschluß gekommen ist. Die phylogenetische Ausgangsform soll aber dem Flußneunauge näher stehen.

Kreuzungsversuche zwischen *L. fluviatilis* und *L. planeri* sind mit Erfolg unternommen worden. Nicht nur die wechselseitige Befruchtung der Eier ist geglückt, sondern auch die Aufzucht der zunächst frei schwimmenden Larven bis zur Resorption des Dotters (WEISSENBERG).

Die *Cyclostomi* umfassen in den Petromyzonten und Myxiniden zwei ziemlich scharf voneinander gesonderte Gruppen. Und wie die systematische Stellung der Rundmäuler überhaupt, so ist auch das Verwandtschaftsverhältnis der beiden genannten Gruppen zueinander stark umstritten gewesen. Von LINNÉ wurde *Myxine glutinosa* zu den „*Vermes Intestina*“ gerechnet. Die großen Verschiedenheiten, welche die beiden Gruppen aufweisen, und die sich u. a. in dem abweichenden Bau des „Gehörorgans“ zeigen, in der Ungleichheit der Eier und der Entwicklung, haben viele Autoren zu der Annahme veranlaßt, *Hyperoartii* und *Hyperotreti* hätten nichts miteinander zu tun, sondern ihre Ähnlichkeit beruhe auf Parallelentwicklung.

Aus den gegensätzlichen Ansichten über das Verwandtschaftsverhältnis der beiden Gruppen folgt auch, daß man ebenso verschieden über ihre Abstammung denkt. Einige Autoren glauben, daß die Zyklostomen auf einer niedrigen Stufe stehen und als primitive Entwicklungsform der Wirbeltiere anzusehen sind. Andere dagegen halten sie für ein Degenerationsprodukt. Als ein fossiler Verwandter der *Cyclostomi* wurde früher der devonische *Palaeospondylus gunni* Traqu. angesehen. Aber vor allen Dingen die Tatsache, daß dieser fossile Fisch wohl ausgebildete Wirbel besitzt, hat veranlaßt, diese ursprünglich von TRAQUAIR vertretene Ansicht aufzugeben.

Beziehungen zur Umwelt

Wie schon erwähnt, führt *Myxine* eine vielfach als parasitär bezeichnete Lebensweise. Da sie aber nicht ständig in einem Wirtstier, sondern für gewöhnlich im Schlamm eingewühlt lebt und sich nur zur Ernährung in andere Fische einbohrt, um sie von innen auszufressen, so ist es nicht ganz richtig, den Inger als Schmarotzer zu betrachten. Die vielfach aufgestellten Behauptungen von großem Schaden für die Fischerei durch stellenweise

massenhaftes Auftreten von *Myxine* dürften übertrieben sein. Jedenfalls ist dieses Tier in der Nordsee nicht so häufig, daß es größeren Schaden anrichten könnte. Auch durch die Neunaugen dürfte eine wesentliche Schädigung nicht erfolgen.

Wirtschaftliche Bedeutung

Während *Myxine* in keiner Weise wirtschaftlich ausgenutzt wird, stellen die Neunaugen ein beachtenswertes Objekt für die Fischerei dar. In unseren Meeren ist es zur Hauptsache das Flußneunauge, das bei seinen in Scharen erfolgenden Wanderungen flußaufwärts gefangen wird. Am bekanntesten ist seine Zubereitung gebraten und dann in Essig gelegt. Es sind allerdings gelegentlich nach dem Genuß von Neunaugen ruhrartige Erkrankungen beobachtet worden, die durch ein Hautgift verursacht werden. Durch Bestreuen und Einreiben der Tiere mit Salz und Entfernung des Hautschleims wird aber das giftige Sekret beseitigt, so daß der Genuß der Neunaugen unbedenklich ist.

Literatur

In bezug auf die über die Zyklostomen erschienene Literatur sei auf die umfassenden Angaben RAUTHERS in BRONNS „Klassen und Ordnungen des Tierreichs“ (6. 1, I, 1924) verwiesen. Später erschienene Arbeiten sind:

WEISSENBERG, R.: Fluß- und Bachneunauge (*Lampetra fluviatilis* L. und *Lampetra planeri* Bloch), ein morphologisch-biologischer Vergleich; in: Zoolog. Anz., **63**, 1925.

— —: Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Morphologie der Neunaugen, I; Vorderdarm und Mundbewaffnung bei *Lampetra fluviatilis* und *planeri*; in: Zs. mikr.-anat. Forsch., **5** (Festschr. R. FICK), 1926.

Weiter sind nach Abschluß des Druckes erschienen:

GIULIO, C.: Sulla biologia dei Petromizonti, III; Il fenomeno dell'accorciamento nella maturità sessuale del „*Petromyzon marinus*“; in: Atti R. Accad. Nazion. Lincei, Rendic. (6) **3**, 1, 1926.

— —: Morfologia ed ecologia nello studio dei Petromizonti; in: Ebenda, Rendic. (6) **3**, 12, 1926.

KEIBEL, FRANZ: Zur Entwicklungsgeschichte des Vorderdarmes und des Pankreas beim Bachneunauge [*Lampetra (Petromyzon) planeri*] und beim Flußneunauge [*Lampetra (Petromyzon) fluviatilis*]; in: Zs. mikr.-anat. Forsch., **8**, 3, 1927.

WEISSENBERG, R.: Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Morphologie der Neunaugen, II; Das Reifewachstum der Gonaden bei *Lampetra fluviatilis* und *planeri*; in: Ebenda, **8**, 1/2, 1927.